Vestnik zoologii, **41**(5): 423—432, 2007

УДК 595.142.3(477)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИПЛОИДНОГО *APORRECTODEA CALIGINOSA* И ТРИПЛОИДНОГО *A. TRAPEZOIDES* ВИДОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

А. В. Гарбар[1], Р. П. Власенко[1], С. В. Межжерин[2]

[1] *Житомирский государственный университет им. Ивана Франко, ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир, 10002 Украина*
E-mail: saguaroklub@mail.ru
[2] *Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Принято 4 июля 2007

Сравнительный морфологический анализ диплоидного *Aporrectodea caliginosa* и триплоидного *A. trapezoides* видов дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) с территории Украины. Гарбар А. В., Власенко Р. П., Межжерин С. В. — Морфологический анализ, проведенный по количественным и качественным признакам, показал, что по причине поликлональности триплоидный вид *A. trapezoides* может быть охарактеризован только тенденциями к фиксациям, главным образом, качественных признаков и надежно не может быть отличим от *A. caliginosa*. При этом клоны *A. trapezoides* зачастую дифференцированы в степени не меньшей, чем эти два вида друг от друга. В результате надежная диагностика на уровне морфологических признаков может быть осуществлена только с учетом морфологических особенностей червей конкретных клонов, обитающих в данной местности.

Ключевые слова: дождевые черви, *Aporrectodea*, морфология, таксономия, клоны.

The Comparative Morphological Analysis of Diploid *Aporrectodea caliginosa* and Triploid *A. trapezoides* Earthworm Species (Oligochaeta, Lumbricidae) in Ukraine. Garbar A. V., Vlasenko R. P., Mezhzherin S. V. — Morphological analysis of quantitative and qualitative characters shows that the trip-loid species *A. trapezoids* can be characterized only by the tendency to fixation of the quantitative characters and cannot be recognized from *A. caliginosa* with certainty. In spite of this the clones of *A. trapezoids* often differ not less than the two species from each other. As a result, a reliable diagnostics based on the morphological characters can be achieved only if the morphological peculiarities of the specific clones of earthworms inhabiting a certain area is taken into account.

Key words: earthworms, *Aporrectodea,* morphology, taxonomy, clones.

Введение

В пределах группы дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* s. l. достаточно давно выделяют диплоидный амфимиктический вид *A. caliginosa* (Savigny, 1826) и триплоидную апомиктическую форму (Перель, 1979), которую одни исследователи классифицируют как подвид (Викторов, 1993), а другие (Reinolds, 1977 и др.) как самостоятельный вид *A. trapezoides* (Dugesi, 1828). При этом основным диагностическим признаком, позволяющим их четко идентифицировать, является триплоидная структура генома последнего (Omodeo, 1952; Muldal, 1952 и др.), так как морфологические признаки на протяжении всего ареала этих космополитических видов не дали стабильных воспроизводимых результатов. Неразработанность диагностики на морфологическом уровне во многом связана и с тем, что кариологические исследования этих видов трудоемки и серии четко идентифицированных червей ограничены небольшим количеством экземпляров, а значит проследить связь варьирующих экстерьерных признаков с плоидностью набора и построить морфологический диагноз до сих пор по чисто техническим причинам не представлялось возможным. Для этой цели приемлем

метод биохимического генного маркирования, который позволяет без особых затруднений быстро определить видовую принадлежность сотен и даже тысяч экземпляров близких видов, характеризующихся трансгрессиями морфологических признаков. Возможность применения этого метода у дождевых червей доказана на целой группе партеногенетических видов, у которых этому методу были даже выделены многочисленные клоновые формы. Именно с помощью анализа аллозимной изменчивости в Феноскандии подробно изучена внутривидовая структура у представителя этого же рода *A. rosea* (Terhivuo, Saura, 1993 a), а также *Dendrobaena octaedra* (Terhivuo, 1988), *Dendrodrilus rubidus* (Jaenike et al., 1982), *Eiseniella tetraedra* (Terhivuo, Saura, 1994), двух видов рода *Octolasium* (Jaenike et al., 1980; Terhivuo, Saura, 1993 b; Terhivuo, Saura, 2003). В Средиземноморье исследован *A. trapezoides*, у которого разнообразие клонов беднее (Coboli Sbordoni et al., 1987), чем в среднем у перечисленных выше видов.

В результате проведенного биохимического генного маркирования и кариологического анализа дождевых червей с территории Украины (Межжерин и др., 2007) установлено, что наряду с диплоидным амфимиктическим видом *A. caliginosa* во многих местах обитает еще и апомиктический триплоидный вид *A. trapezoides*, представленный 19 клонами, приуроченный к неблагоприятным для люмбрицид южным степным регионам. Цель работы — сравнение двух рассмотренных выше видов с определением возможности их диагностики на уровне экстерьерных признаков, а также последующим анализом клонового разнообразия *A. trapezoides* по морфологическим параметрам.

Материал и методы

Всего 18 выборок, охватывающих большую часть территории Украины были взяты в весенне-осенний период 2006 г. Всего методом электрофореза в полиакриламидном геле (Peacock et al., 1965) проанализировано 294 экз. дождевых червей из них 130 особей идентифицированы с помощью биохимического генного маркирования (Межжерин и др., 2007) как *A. trapezoides.* Для морфологического анализа взяты самые массовые клоны, представленные сериями от 3 до 32 экз. (табл. 1).

На живом материале определяли характер пигментации тела и пояска. Дальнейшие исследования проводили на червях, фиксированных в 70%-ном растворе этанола. Измеряли длину тела (L) и пояска (l_1), расстояние от переднего конца до пояска (l_2) и максимальный диаметр тела вне пояска (D). С помощью микроскопа подсчитывали общее количество сегментов (n_1) и конкретно до пояска (n_2), определяли форму головной лопасти, расстояние между щетинками, расположение спинных пор и папилл, размеры и положение пояска, пубертатных валиков. Затем вычисляли количество сегментов на 1 мм тела (n_1/L) и количество сегментов на 1 мм тела до пояска (n_2/l_2).

Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью пакета программ STATISTICA 6.0.

Результаты

Сравнительный анализ *A. caliginosa* и *A. trapezoides*

В таблице 2 приведены средние значения, пределы изменчивости основных количественных признаков, полученные для всей совокупности особей двух исследованных видов. При этом достоверные межвидовые различия обнаружены только по одному (количество сегментов на 1 мм тела до пояска) из шести использованных признаков. Дискриминантный анализ показал, что по количественным признакам удается определить только 61% особей, что для надежного разделения видов явно недостаточно.

Таблица 1. Выборки, в которых были обнаружены самые многочисленные клоны *A. trapezoides*
Table 1. Samples with the most numerous clones of *A. trapezoides*

Место сбора материала	Клоны *A. trapezoides*	n
Черкасская обл., Каневский р-н, с. Григоровка	Ia	18
Житомирская обл., Коростеньский р-н, с. Омельяновка	Ib	9
Киевская обл., Киево-Святошинский р-н, с. Мрия	Ic	4
Киевская обл., Васильковский р-н, с. Кожуховка	IIa	14
Донецкая обл., г. Краматорск	IIb	11
Одесская обл., Измаильский р-н, с. Вилково	IV, V, VI, VII	54
АР Крым, Симферопольський р-н, п. Николаевка	VIII	11
Херсонская обл., г. Скадовск	IX	6
Черниговская обл., Городнянский р-н, с. Макишино	X	4

Таблица 2. Сравнительный морфологический анализ *A. caliginosa* и *A. trapezoides* по количественным признакам

Table 2. The comparative morphological analysis of *A. caliginosa* and *A. trapezoides* on quantitative characters

Признак	*A. trapezoides* (n = 164)		*A. caliginosa* (n = 130)	
	M ± m	Lim	M ± m	Lim
L, мм	59,6 ± 0,96	32—88	58,9 ± 0,88	23—88
D, мм	3,27 ± 0,053	1,5—5,0	3,34 ± 0,04	1,5—5,0
l_1, мм	4,92 ± 0,13	2,0—7,5	4,71 ±0,10	2,00—8,00
n_1	133,3 ± 1,8	75—171	132,8 ± 1,97	54—170
n_1/L	2,27 ± 0,025	1,67—2,87	2,28 ± 0,024	1,35—3,50
n_2/l_2*	1,58 ± 0,017	1,18—2,00	1,51 ± 0,017	1,08—2,70

* Различия достоверны с вероятностью p = 0,004

В таблице 3 представлен сравнительный анализ встречаемости качественных признаков, которые касаются окраски тела и пояска, размещения и формы пояска и расположения папилл. В отличие от количественных признаков они позволяют надежнее разделять эти два вида: высоко достоверные различия отмечены по 4 признакам из 7.

Кратко по качественным признакам особей, идентифицированных генетически как *A. caliginosa*, можно охарактеризовать следующим образом: у них всегда имеются папиллы только на 9-м, 10-м и 11-м сегментах. На пояске папиллы чаще всего (табл. 3) располагаются на 30-м, 32-м и 34-м сегментах, гораздо реже еще и на 33-м, в одной выборке отсутствовали практически у всех исследованных особей. Преобладающая пигментация тела — бурая или темно-бурая. Реже встречаются особи, у которых передний конец тела коричневый, еще реже со светло-розовой пигментацией всего тела. Окраска пояска чаще всего буро-оранжевая или оранжевая. У некоторых экземпляров он может быть желтый, темно-коричневый, очень редко ярко-оранжевый. Форма пояска преимущественно седловидная, гораздо реже круглая.

Вид *A. trapezoides*, как и следовало ожидать, более полиморфен. Подобно диплоидному виду папиллы находятся на 9-м, 10-м и 11-м сегментах тела, за исключением *A. trapezoides*-IIa, у которого еще обязательно и на 14-м сегменте. На пояске папиллы у большей части клонов расположены альтернативно *A. caliginosa*: на 30-м, 32-м, 33-м и 34-м сегментах; у особей клона *A. trapezoides*-VII папиллы на пояске расположены на 29—34-м сегментах, а у *A. trapezoides*-VIII отсутствуют вообще. Преобладает коричневая пигментация тела или только переднего конца. Реже встречаются и другие варианты. Поясок обычно седловидный, реже — круглый, буро-оранжевый (36,92%) или темно-коричневый (33,08%). Может иметь и другую окраску (табл. 3).

Таким образом, при построении межвидового диагноза ключевыми становятся две группы признаков: размещение папилл и окраска. Их комбинация позволяет определять практически всех *A. trapezoides*. Например *A. caliginosa* с необычным для этого вида размещением папилл на 30-м, 32-м, 33-м и 34-м сегментах пояска четко отличаются от триплоидных *A. trapezoides* (*A. trapezoides*-Ia, *A. trapezoides*-Ic, *A. trapezoides*-IIb, *A. trapezoides*-V, *A. trapezoides*-VI, *A. trapezoides*-IX) окраской тела, которая у последних бывает бурой (хотя бы на переднем конце тела), темно-бурой, коричневой или бурой, тогда как у диплоидного вида коричневая окраска встречается у некоторых экземпляров только на переднем конце тела. Особи *A. trapezoides* с редко встречающимся размещением папилл на 30-м, 32-м и 34-м сегментах (*A. trapezoides*-Ia, *A. trapezoides*-Ib, *A. trapezoides*-IIa, *A. trapezoides*-IV), что обычно характерно для *A. caliginosa*, отличаются от последнего коричневой пигментацией тела.

Таблица 3. Частоты встречаемости (%) качественных признаков у *A. caliginosa* и *A. trapezoides*
Table 3. The occurrence of qualitative characters in *A. caliginosa* and *A. trapezoids*

Признак	Варианты параметров	*A. trapezoides* (n = 164)	*A. caliginosa* (n = 130)
Начало пояска (сегм.)	26	24,62	14,02
	26,5	4,62	
	27	69,23	70,73
	28	1,54	15,24
Конец пояска* (сегм.)	33		0,61
	34	74,62	58,54
	34,5	8,46	
	35	16,15	37,20
	36	0,77	3,66
Папиллы (сегм.)	9, 10,11	89,23	100,00
	9, 10, 11, 14	10,77	
Папиллы на пояске* (сегм.)	30, 32, 33, 34	46,15	7,32
	30, 32, 34	39,23	89,02
	0	10,77	3,66
	29—34	3,85	
Пигментация тела*	бурая	16,92	58,54
	темно-бурая	13,85	20,12
	коричневая	34,62	
	светло-розовая	2,31	4,88
	передний конец коричневый	23,85	16,46
	передний конец бурый	8,46	
Пигментция пояска*	оранжевая	13,08	29,27
	ярко-оранжевая	4,62	0,61
	желтая	10,00	10,98
	буро-оранжевая	36,92	55,49
	темно-коричневая	33,08	3,66
	розово-белая	2,31	
Форма пояска	седловидная	76,15	70,73
	круглая	23,85	29,27

* Различия достоверны с вероятностью $p < 0{,}001$.

В некоторых случаях возникает необходимость использования дополнительных признаков. Так, у представителей клона *A. trapezoides*-VI, как и у *A. caliginosa* передний конец тела тоже коричневый. Однако черви этих двух форм четко отличаются по положению пояска (с 26-го сегмента у *A. trapezoides*-VI и с 27-го у *A. caliginosa*).

Таким образом, по качественным признакам, буквально при единичных исключениях, представляется реальным надежное разграничение особей этих двух видов. Но при этом необходимо четко знать морфологические особенности того или иного клона.

Достаточно высокую надежность определения по качественным признакам показывает дискриминантный анализ, который дает диагностику на уровне 75% (табл. 4), а это значит, что даже «машина» по этим признакам способна правильно определить 3 особи из 4. Сведение вместе количественных и качественных признаков несколько увеличивает разрешающую способность до 77%. При этом резко возрастает надежность определения особей *A. trapezoides*, уровень дискриминации которых во всех случаях гораздо ниже уровня диагностирования червей диплоидного вида. Причем степень дискриминации диплоидного и триплоид-

Таблица 4. Степень надежности определения червей двух видов по разным группам признаков (типам дискриминации)

Table 4. The reliability of identification of two earthworms species based on different groups of characters (types of discrimination)

Вид	Тип дискриминации		
	I	II	III
A. trapezoides	39,06	64,62	70,31
A. caliginosa	78,05	82,93	82,93
В общем	60,96	74,83	77,4

Условные обозначения: I – по количественным признакам, II – по качественным, III – вместе по тем и другим.

ного видов настолько различается, что можно с помощью этого математического метода достаточно надежно определять только особи *A. caliginosa* (табл. 4).

Поскольку *A. caliginosa* и *A. trapezoides*, чаще всего, обитают симбиотопично, интерес представляет сравнение их морфологических особенностей в местах совместного обитания, что позволяет исключить географическую изменчивость. Как видно (табл. 5), *A. caliginosa* и конкретные клоны *A. trapezoides,* несмотря на уменьшение объемов выборок, при симбиотопии отличаются сильнее, чем при их обобщении. Чаще всего наблюдаются различия в диаметре тела, которые, однако, нивелируются при объединении материалов. В среднем становится выше и уровень дискриминации. Наибольшие различия отмечены между диплоидными и триплоидными червями (*A. trapezoides*-Ic) из с. Мрия (по трем параметрам из шести исследованных), уровень дискриминации 85% причем со 100%-ной надежностью определяются особи *A. trapezoides*. В выборке из с. Кожуховка (*A. trapezoides*-IIa) самая высокая надежность дискриминации (91%), а из с. Григоровка (*A. trapezoides*-Ia), наоборот, самая низкая (56%). При этом различия по отдельным признакам здесь не были обнаружены вообще. Следует обратить внимание, что при внутривыборочном исследовании, когда анализируется отдельный клон, разрешающая способность метода дискриминации одинакова для особей двух видов, что доказывает одинаковую степень их индивидуальной изменчивости.

Как правило, по набору качественных признаков распознать *A. caliginosa* и *A. trapezoides* в выборке червей из одного места обитания несложно, хотя набор и характер самих признаков в зависимости от выборки существенно меняется.

Так, особи, отнесенные к *A. caliginosa* из с. Григоровка характеризовались: наличием папилл на 30-м, 32-м, 34-м сегментах пояска; бурым иногда с корич-

Таблица 5. Степень достоверности отличий между *A. caliginosa* и клонами *A. trapezoides* при их совместном обитании

Table 5. The reliability of differences between sympatric *A. caliginosa* and *A. trapezoides* clones

Выборка	L	D	n	l_1	n_1/L	n_2/l_2	C, %
A. trapezoides-Ia – *A. caliginosa*							56,41
A. trapezoides-Ib – *A. caliginosa*	*	**	**				69,2
A. trapezoides-Ic – *A. caliginosa*		*				**	84,62
A. trapezoides-IIa – *A. caliginosa*		**		**			91,30
A. trapezoides-IX – *A. caliginosa*		***					90,9
A. trapezoides-X – *A. caliginosa*					**	**	100

C – доля правильно дискриминированных особей.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Таблица 6. Степень надежности определения червей двух видов по разным группам признаков
Table 6. The reliability of identification based on different groups of characters in two species of earthworms

Вид	Клоны *A. trapezoides*		
	Ia	Ib	IIa
A. trapezoides	39	100	93
A. caliginosa	71	50	89
В общем	56	85	91

невым передним концом телом; буро-оранжевым пояском, в большинстве случаев круглым. В случаях папилл на 33-м сегменте — передний конец тела коричневый. Особи *A. trapezoides*-Ia, диагностированные в этой выборке, имели альтернативный набор признаков: папиллы на 30-м, 32-м, 33-м, 34-м сегментах пояска; тело бурое или темно-бурое; поясок седловидный, чаще всего оранжевый.

A. caliginosa из с. Мрия бурой окраской тела отличаются от особей этого вида из с. Григоровки. Здесь более вариабельной оказалась и окраска пояска: встречаются особи с оранжевым, буро-оранжевым и желтым пояском седловидной формы. Тогда как *A. trapezoides*-Ib из этой выборки имели папиллы на 30-м, 32-м, 33-м, 34-м сегментах пояска; коричневое тело; поясок желтый также седловидный.

В выборке из с. Омельяновка обнаружена *A. caliginosa* и *A. trapezoides*-Ic. Все исследованные черви вне зависимости от видовой принадлежности имели идентичную форму пояска и расположение папилл на 9-м, 10-м, 11-м сегментах тела и 30-м, 32-м, 34-м сегментах пояска. Отличия наблюдались только в окраске. У *A. caliginosa* тело бурое или темно-бурое, а у *A. trapezoides* — коричневое; поясок оранжевый или буро-оранжевый (у *A. trapezoides* — желтый).

В с. Кожуховка совместно с *A. caliginosa* встречается *A. trapezoides*-IIa. В этой популяции *A. caliginosa* имеет папиллы на 9-м, 10-м, 11-м сегментах и 30-м, 32-м, 34-м сегментах пояска; тело темно-бурое; поясок оранжевый седловидный. У местных особей *A. trapezoides* папиллы находятся на 9-м, 10-м, 11-м и 14-м сегментах и 30-м, 32-м, 34-м сегментах пояска; передний конец тела коричневый; поясок буро-оранжевый седловидный.

Диплоидные черви из г. Скадовска характеризуются наличием папилл на 30-м, 32-м, 34-м сегментах пояска; тело у них бурое или передний его конец коричневый; поясок желтый или буро-оранжевый седловидный. У некоторых особей имеются папиллы еще и на 33-м сегменте. Однако в этом случае передний конец тела всегда имеет коричневую пигментацию. Триплоидные особи клона *A. trapezoides*-IX, обнаруженного в этой местности, имеют папиллы на 30-м, 32-м, 33-м, 34-м сегментах; бурое тело и ярко-оранжевый седловидный поясок.

В выборке из с. Макишино обнаружены *A. caliginosa* и *A. trapezoides*-X. Эти черви оказались очень похожими. Папиллы у них имеются толькона на 9-м, 10-м и 11-м сегментах тела и только у одной особи *A. caliginosa* папиллы также были на 30-м, 32-м и 34-м сегментах пояска; тело светло-розовое; поясок всегда круглый, однако отличается его пигментация: у амфимиктических особей он буро-оранжевый, тогда как у апомиктических — розово-белый.

Внутри- и межклоновая изменчивость *A. trapezoides*

Представленные в таблицах 7 и 8 морфологические характеристики различных клонов по качественным и количественным признакам демонстрируют их существенную гетерогенность, причем не только разных клонов друг по отношению к другу, но и одного клона из разных географических выборок. Эта высокая гетерогенность была очевидной и по характеру дискриминации диплоидных и триплоидных червей. Если согласно дискриминантному анализу дипло-

Таблица 7. Средние значения и стандартная ошибка количественных признаков в разных клонах *A. trapezoides*

Table 7. Average meanings and standard errors of qualitative characters in different *A. trapezoides* clones

Клон	n	L		n_1		n_1/L		n_2/ l_2		l_1		D		C, %
		M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	
Ia	18	61,2	1,88	142,3	3,37	2,33	0,04	1,54	0,03	5,08	0,19	3,11	0,06	61,11
Ib	9	49,3	3,93	117,0	9,63	2,37	0,02	1,65	0,06	5,78	0,46	2,22	0,30	55,56
Ic	4	56,8	2,25	140,3	3,50	2,48	0,07	1,86		2,58	0,15	3,50		100,00
IIa	11	64,9	2,41	150,0	4,43	2,32	0,05	1,39	0,04	4,18	0,42	3,45	0,10	63,64
IIb	14	59,2	1,18	153,1	3,09	2,59	0,05	1,61	0,01	4,43	0,21	3,86	0,19	85,71
IV	32	55,6	2,05	122,5	3,10	2,24	0,05	1,58	0,04	5,25	0,26	3,23	0,06	71,88
V	10	65,0	5,35	130,5	8,13	2,05	0,08	1,52	0,07	4,65	0,50	3,38	0,15	30,00
VI	7	69,4	3,12	134,6	3,45	1,94	0,10	1,43	0,07	6,86	0,36	3,57	0,23	71,43
VII	5	59,8	4,93	122,8	10,09	2,05	0,08	1,59	0,13	5,30	0,75	3,22	0,18	40,00
VIII	11	64,7	1,47	124,7	2,04	1,92	0,02	1,63	0,03	4,27	0,33	3,00	0,14	77,78
IX	6	62,8	3,33	142,5	6,45	2,28	0,06	1,63	0,03	5,58	0,30	3,75	0,11	16,67
X	3	42,33	2,91	119,00	8,50	2,81	0,02	2,00		2,67	0,17	3,00		100,00

C — доля правильно дискриминируемых особей.

Таблица 8. Межклоновая изменчивость *A. trapezoides* по качественным признакам

Table 8. The interclone variation of *A. trapezoides* qualitative characters

Клон	Размещение папилл		Окраска		Форма пояска
	на теле	на пояске	тела	пояска	
Ia	9, 10,11	30, 32, 33,34, 30, 32, 34	бурая или темно-бурая	оранжевая	седловидная
Ib	9, 10,11	30, 32, 34	темно-коричневая	желтая	седловидная
Ic	9, 10,11	30, 32, 33,34	темно-коричневая	желтая	седловидная
IIa	9, 10,11, 14	30, 32, 34	передний конец коричневый	буро-оранжевая	седловидная
IIb	9, 10,11	30, 32, 33,34	передний конец бурый	буро-оранжевая	седловидная
IV	9, 10,11	30, 32, 34	темно-коричневое	темно-коричневая	седловидная
V	9, 10,11	30, 32, 33,34	передний конец коричневый	буро-оранжевая	круглая
VI	9, 10,11	30, 32, 33,34	передний конец коричневый	буро-оранжевая	круглая
VII	9, 10,11	29—34	темно-бурая	буро-оранжевая	седловидная
VIII	9, 10,11	0	темно-бурая	темно-коричневая	круглая
IX	9, 10,11	30, 32, 33,34	бурая	ярко-оранжевая	седловидная
X	9, 10,11	0	светло-розовая	розово-белая	круглая

идные черви образуют достаточно компактную поддающуюся диагнозу группу, то триплоидная поликлональная форма, которую называют видом *A. trapezoides*, имеет тенденцию к полиморфии; степень дискриминации особей ее составляющих гораздо ниже, чем червей диплоидного вида, особенно при анализе отдельно по количественным и качественным признакам (табл. 4). Причем степень межклоновых различий, например, в пределах клона *A. trapezoides*-I (например, выборки из сел Григоровка и Мрия) или *A. trapezoides*-II (из с. Кожуховки и г. Краматорска) не ниже, чем между отдельными клонами и *A. caliginosa*. И это касается не только качественных признаков, оценивать степень различий которых все же достаточно проблематично, а прежде всего количественных параметров: общей длины червей, количества сегментов на 1 мм тела, его диаметра (рис. 1—2).

Дискриминантный анализ всей совокупности клонов *A. trapezoides* по количественным параметрам (табл. 7) дает уровень определения порядка 65% исследованных особей, т. е. диагностируется 2 особи из 3. Это нельзя считать плохим результатом, если учесть количество анализируемых групп, степень их разнообразия и скудность количественных параметров. При этом одни клоны диагно-

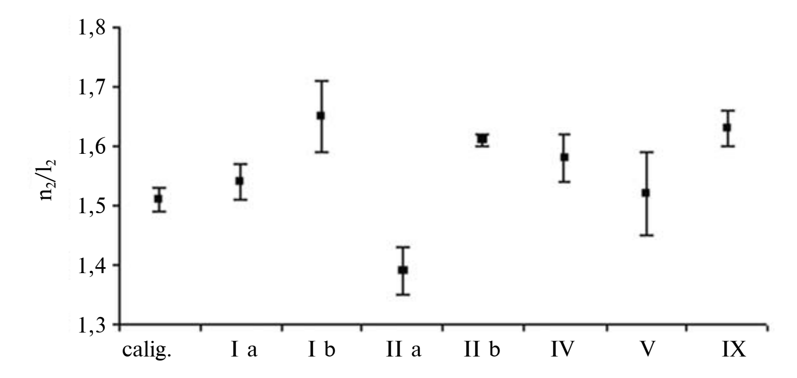


Рис. 1. Средние значения и их стандартная ошибка количества сегментов на 1 мм тела до пояска у всех исследованных особей *A. caliginosa* (calig.) в целом и у червей самых многочисленных клонов *A. trapezoides* (I a, I b, II a, II b, IV, V, IX).

Fig. 1. The average meanings and the standard error in number of segments per 1 mm of body length before clitellum in examined *A. caliginosa* individuals and most numerous *A. trapezoides* clones (Ia, Ib, IIa, IIb, IV, V, IX).

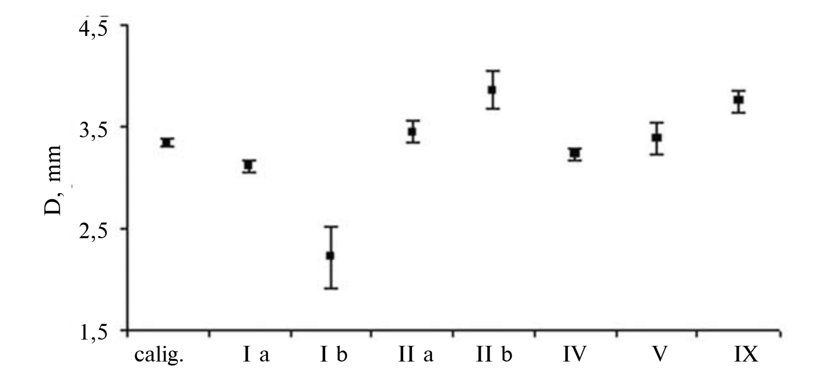


Рис. 2. Средние значения и их стандартная ошибка максимального диаметра тела до пояска (D, мм) у *A. caliginosa* в целом и самых многочисленных клонов *A. trapezoides*. Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. The average meanings and the standard error in the body diameter before clitellum (D, mm) in *A. caliginosa* and most numerous *A. trapezoides* clones. The marks in fig. 1 and fig. 2 are the same.

стируются на очень хорошем уровне *(A. trapezoides*-Ib, *A. trapezoides*-IIa, *A. traptzoides*-X), а другие из общей совокупности этим анализом практически не выделяются (*A. trapezoides*-V, *A. trapezoides*-VII, *A. traptzoides*-IX).

Обсуждение

Проведенный морфологический анализ дал два в какой-то степени ожидаемых результата: во-первых, выявил высокую гетерогенность клонового вида, степень которой вполне сопоставима с дифференциацией амфимиктического и апомиктического видов; во вторых, подтвердил невозможность получения надежного диагноза для *A. trapezoides* даже в пределах Украины – ограниченной зоны обитания этого весьма широко распространенного вида. Если же учесть, что оба вида являются космополитами (Перель, 1979) и набор диагностических признаков, предлагаемых разными авторами для их разделения (Перель, 1979; Reinolds, 1977), весьма отличны, то эта задача в масштабе всего современного ареала вообще становится нерешаемой или может быть сведена к тому, что *A. trapezoides* имеет более темную окраску, а это значит, что на практике по экстерьерным признакам в лучшем случае будут диагностироваться 2 особи из 3.

Очевидной причиной морфологической гетерогенности *A. trapezoides* является его поликлональность, которая вызвана двумя факторами. Во-первых,

это полифилитичность, вызванная тем, что *A. trapezoides* образовался при гибридизации разных родительских видов, соответственно имевших отличные генные пулы и морфологические диагностические признаки. Такая точка зрения, объясняющая поликлональность видов, принимается не только у червей, но и у полиплоидных видов позвоночных с разными типами полового размножения (Межжерин, Писанец, 1995; Межжерин, Кокодий, 2006). Во-вторых, это вторичные мутации, которые в принципе не должны приводить к существенным морфологическим отличиям, но все же с учетом клонового способа воспроизводства могут придавать особям не только генетические отличия, но и морфологическую специфику.

Проблемой, логически вытекающей из полифилетичности вида, является вопрос о его реальности как самостоятельного таксона и, неслучайно, в настоящий момент в таксономии животных это, пожалуй, один из самых животрепещущих вопросов. В систематике растений из-за обычности гибридизации и гибридогенеза как способа образования нового вида этот вопрос уже давно урегулирован. В случаях, когда известны родительские виды, гибридные формы так и определяются, как гибриды, а если предковые формы вымерли или не установлены, а гибриды самостоятельно размножаются, живут и здравствуют, их и принимают как виды (Грант, 1984). К этому, правда, следует добавить, что у растений в отличие от большинства животных обычным является вегетативное размножение, которое для отдаленных гибридов остается единственным способом размножения. Очевидно, что и в зоологии интуитивно реализуется именно эта тенденция: признание видами автономно размножающихся, в том числе и апомиктических групп животных, без учета их клоновой структуры. Такой подход обусловлен тем, что не только невозможно провести границу между клонами на уровне морфологии, но даже и определить, что является причиной появления еще одного клона: иная комбинация родительских видов или вторичные мутации. Если же действовать формально и давать таксономические категории каждому клону, имея только генетический диагноз, то количество «видов-клонов» будет возрастать даже не на один порядок, и их реальная диагностика на практике станет просто невозможной.

Определенный интерес вызывают внутриклоновые различия в пределах *A. trapezoides*, прежде всего, по качественным признакам, что не позволяет диагностировать даже клоны по экстерьерным характеристикам. Это обстоятельство можно объяснить двумя совсем не исключающими друг друга причинами. Во-первых, это вполне возможная генетическая гетерогенность отдельных клонов. Вероятнее всего, увеличение количества маркеров с 6 локусов, как в настоящем исследовании (Межжерин и др., 2007), до, например, 10 позволит разделить этих клоны на своего рода субклоны. Во-вторых, это разные условия существования, которые могут модифицировать проявление экстерьерных признаков, в особенности окраску тела или пояска.

Викторов А. Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae // Успехи современной биологии. — 1993. — **113**, вып. 3. — С. 304—312.

Грант В. Видообразование у растений. — М. : Мир, 1984. — 528 с.

Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. — М. : Наука, 1979. — 271 с.

Межжерин С. В., Писанец Е. М. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы Bufo danatensis Pisanetz, 1978 (Amphibia, Bufonidae) Средней Азии. Дифференциация географических форм и генетические связи диплоидных видов с тетраплоидным // Генетика. — 1995. — **31**, № 3. — С. 342—352.

Межжерин С. В., Кокодий С. В. О полифилитичности европейского триплоидного карася Carassius gibelio // Доп. НАН України. — 2006. — № 7. — С. 169—174.

Межжерин С. В., Власенко Р. П., Гарбар А. В. *і*Анализ клонового разнообразия двух видов апомиктических дождевых червей (Lumbricidae: Aporrectodea) и проблемы изменчивости мелких и крупных организмов // Доп. НАН України. — 2007. — № 8. — С. 151—156.

Coboli Sbordoni M., de Matthaeus E., Omodeo P. et al. Allozyme variation and divergence between diploid and triploid populations of Allobophora caliginosa (Lumbricidae: Oligochaeta) // On earthworms / Eds A. M. Bomvicini Pagliai, P. Omodeo / Selected Symposia and Monographs. — Modena : Mucchi, 1987. — P. 53—74.
Jaenike J., Parker E. D., Selander R. K. Clonal niche structure in parthenogenetic earthworm Octolasion tirtaeum // Amer. Natur. — 1980. — **116**. — P. 196—205.
Jaenike J., Ausubel S., Grimaldi D. A. On the evolution of clonal diversity in parthenogentis earthworms // Pedobiologia. — 1982. — **23**, H. 4. — P. 304—310.
Omodeo P. Caryology of the Lumbricidae // Caryologia. — 1952. — **4**. — P. 173—275.
Muldal S. The chromosomes of the earthworms I. The evolution of polyploidy // Heredity. — 1952 — **6**. — P. 55—76.
Peacock F. C., Bunting S. L., Queen K. G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel patterns from normal human subjects // Science. — 1965. — **147**. — P. 1451—1455.
Reynolds J. W. The Earthworms (Lumbricidae and Sparganophilidae) of Ontario. — Toronto ; Ontario : Royal Ontario Museum Miscellaneous Publication, 1977. — 141 p.
Terhivuo J. Morphological and morphometric variation of the partenogenetic earthworm Dendrobaena octaedra (Sav.) (Oligochaeta, Lumbricidae) in eastern Fennoscandia // Ann. Zool. Fennici. — 1988. — **25**. — P. 303—320.
Terhivuo J., Saura A. Genic and morphological variation of the partenogenetic earthworm Aporrectodea rosea in soutern Finland (Oligochaeta: Lumbricidae) // Ann. Zool. Fennici. — 1993 a. — **30**. — P. 215—224.
Terhivuo J., Saura A. Clonal and morphological variation in marginal populations of parthenogenetic earthworms Octalasion tyrtaeum and O. cyaneum (Oligochaeta, Lumbricidae) from eastern Fennoscandia // Boll. Zool. — 1993 b. — **60**. — P. 87—96.
Terhivuo J., Saura A., Hongel K. Genetic and morphological variation in the partenogenetic earthworm Eiseniella tetraedra (Sav.) (Oligochaeta, Lumbricidae) from South Finland and North Norway // Pedobiologia. — 1994. — **38**. — P. 81—96.
Terhivuo J., Saura A. Low clonal diversity in Octolasion cyaneum (Oligochaeta: Lumbricidae) // Pedobiologia. — 2003. — **47**. — P. 434—439.